

УДК 595.798: 577.49

МАНИПУЛИРОВАНИЕ С ДОСТАВЛЕННЫМ ГРУЗОМ У ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Л. Ю. Русина

Херсонский педагогический университет, ул. 40 лет Октября, 27, 325000 Херсон, Украина

Получено 11 января 1999

Манипулирование с доставленным грузом у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). Русина Л. Ю. — Исследованы 3 вида полистов, обитающих в Херсонской обл.: *Polistes dominulus* Christ, *P. nimpha* Christ и *P. chinensis* F. Проведен анализ цепей актов поведения при строительстве гнезда и кормления личинок. Сравнивали 3 типа манипуляций с доставкой груза: 1. Фуражир сам использует всю порцию для кормления личинок; 2. Отдает часть порции другой особи; 3. Отдает всю порцию. У всех видов соотношение этих типов манипулирования было разным в 1997 и 1998 гг. Рабочие особи передавали одна другой только еду. Все случаи передачи древесной пульпы были связаны с агрессивными действиями самки-основательницы. Зарегистрированы также межвидовые отличия в соотношении форм манипуляций и в характере строительного поведения. Эти данные могут быть использованы при анализе эволюции полиетизма общественных ос.

Ключевые слова: касты, полиетизм, строительная деятельность, общественные осы, *Polistes*

Task Partitioning in Polistes Wasps (Hymenoptera, Vespidae). Russina L. — *Polistes dominulus* Christ, *P. nimpha* Christ, and *P. chinensis* F. were studied in the Kherson region, Ukraine. The analysis of foragers' behaviour after the load delivery was conducted. Three types of task partitioning were compared: 1. Forager keeps the load and uses it herself at the nest. 2. Forager transfers part of the load to nestmates, but retains a portion which she uses herself. 3. Forager transfers the entire load to nestmates. All the species demonstrated the difference in degree of task partitioning in 1997 and 1998. The workers usually transferred food but not pulp. All the cases of the pulp transfer occurred if the queen took away the pulp from the foragers aggressively. Interspecific differences in degree of task partitioning and in workers building behaviour were found. The received data can be used in the analysis of the evolution of social wasps polyethism.

Key words: castes, polyethism, building behaviour, social wasps, *Polistes*.

Огромное биоценотическое и хозяйственное значение общественных насекомых, в том числе ос-полистов, усиливает интерес к изучению их социальной организации. Биологические особенности полистов позволяют использовать этих ос для контроля численности ряда сельскохозяйственных вредителей (Gould, Jeanne, 1984; Gillapsy, 1979). Плодотворная разработка методов применения различных видов невозможна без глубокого анализа структуры и организации семьи, специфики полиетизма.

Большинство исследований социальной организации касаются анализа репродуктивного разделения труда в семье (Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969; Dew and Michener, 1981; Gamboa and Dew, 1981; Reeve, 1991; Русина и др., 1998). Поведенческие различия между кастами выражаются в том, что самки-основательницы почти все время находятся на гнезде, откладывают большинство яиц, демонстрируют доминантное поведение, активизируют и координируют поведение рабочих, фуражируют преимущественно за строительным материалом и строят основания ячеек; рабочие фуражируют за кормом и строительным материалом, выкармливают расплод, защищают гнездо. Поведение рабочих в семье различается и зависит от их возраста (Post et al., 1988), сроков появления в составе семьи (Strassmann et al., 1984,). Различия затрагивают, в частности, манипулирование с доставленным грузом (Post et al., 1988). Отмечено существование у полистов полиэтических групп (Strassmann et al., 1984; Post et al., 1988). Однако особенности поведения фуражиров после доставки груза проанализированы на нескольких американских видах; полисты, населяющие Украину, в этом отношении оставались неизученными. В данном сообщении речь пойдет о формах манипуляций у рабочих ос 3 видов, обитающих в Херсонской обл.

В Нижнем Приднепровье *Polistes nimpha* Christ заселяет укрытия, в основном, чердаки (Гречка, Русина, 1990). *P. chinensis* F. гнездится только на растениях (Русина, Гречка, 1993). *P. dominulus* Christ такой специализации не проявляет (Гречка, Русина, 1990; Russina, Nitochko, 1997).

Наблюдения проводили на территории Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского заповедника в июне-августе 1997–1998 гг. Самки-основательницы и рабочие получали индивидуальные метки в виде колец. Наблюдения проводили ежедневно с 9 до 16.30 часов. Общее число часов наблюдений составило 320. Регистрировали вид доставленного груза и характер операций с ним. Проанализировано поведение 296 рабочих из 14 семей *P. dominulus*, 51 из 5 *Polistes nimpha* и 131 из 5 семей *P. chinensis*. Общее количество прилетов с грузом — 2693.

Фуражиры доставляют на гнездо нектар, воду, строительный материал и животный корм. Существуют 3 основных типа последовательных манипуляций с доставляемым грузом: 1. Фуражир сам использует всю порцию для кормления личинок и строительства гнезда; 2. Отдает часть порции другой особи (самке-основательнице, рабочей); 3. Отдает всю порцию (Jeanpe, 1991). Во втором и третьем вариантах в коммуникацию вовлекаются другие члены семьи. Как видно из табл. 1, соотношение этих цепей манипуляций было неодинаково в 1997 г. в молодых и зрелых семьях. В молодых семьях *P. dominulus* в укрытиях частота передачи была меньше, чем в тех же семьях на более поздних стадиях развития. При гнездовании на растениях такая тенденция отмечена лишь для полной передачи животного груза. У *P. chinensis* и *P. nimpha* процент передачи снижался.

Кроме того, мы наблюдали передачу от одной рабочей другой только пищи, но не строительного материала. Во всех наблюдаемых случаях передача пульпы

Таблица 1. Формы манипулирования грузом у ос-полистов

Table 1. Task partitioning in *Polistes* wasps

| Виды | Приносимый материал | | | | | | | | | № |
|--------------------------------------|---------------------|-------|-------|----------------------|-------|-------|-----------------------|-------|-------|-----|
| | Удерживает, % | | | Передает частично, % | | | Передает полностью, % | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | |
| Животный корм | | | | | | | | | | |
| <i>P.dominulus</i> (открытое), 1997 | 23,26 | 26,37 | 25,38 | 30,23 | 13,19 | 18,65 | 46,51 | 60,44 | 55,97 | 134 |
| <i>P.dominulus</i> (открытое), 1998 | | | 70,7 | | | 14,3 | | | 15 | 608 |
| <i>P.dominulus</i> (скрытое), 1997 | 20,69 | 9,52 | 16 | 22,41 | 9,52 | 17 | 56,9 | 80,96 | 67 | 100 |
| <i>P. dominulus</i> (скрытое), 1998 | | | 41,4 | | | 17,6 | | | 41 | 210 |
| <i>P. chinensis</i> , 1997 | 23,08 | 31,52 | 28,47 | 13,46 | 5,43 | 8,33 | 63,46 | 63,05 | 63,20 | 144 |
| <i>P. chinensis</i> , 1998 | | | 53,1 | | | | | | 46,9 | 32 |
| <i>P. nimpha</i> , 1997 | 12,5 | 36,11 | 28,84 | 12,5 | 11,11 | 11,54 | 75,0 | 52,78 | 59,62 | 52 |
| <i>P. nimpha</i> , 1998 | | | 43,5 | | | 12,3 | | | 44,2 | 138 |
| <i>P. instabilis</i> * | | | 13 | | | 28 | | 59 | | 240 |
| <i>P. fuscatus</i> * | | | 21 | | | 35 | | 44 | | 185 |
| Древесная пульпа | | | | | | | | | | |
| <i>P. dominulus</i> (открытое), 1997 | 93,88 | 97,80 | | 2,04 | 1,1 | | 4,08 | 1,1 | | 110 |
| <i>P. dominulus</i> (скрытое), 1997 | 100,0 | 88,89 | 92,42 | 0 | 8,89 | 6,07 | 0 | 2,22 | 1,51 | 66 |
| <i>P. chinensis</i> , 1997 | 92,31 | 87,32 | 88,40 | 2,56 | 8,45 | 7,19 | 5,13 | 4,23 | 4,41 | 181 |
| <i>P. nimpha</i> , 1997 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 61 |
| <i>P. fuscatus</i> * | | | 49 | | | 45 | | | 6 | 203 |
| <i>P. instabilis</i> * | | | 21 | | | 71 | | | 8 | 189 |
| Нектар, вода | | | | | | | | | | |
| <i>P. dominulus</i> (открытое), 1997 | 37,10 | | 43,07 | 62,90 | | 56,93 | 0 | 0 | 0 | 390 |
| <i>P. dominulus</i> (скрытое), 1997 | 17,39 | 36,25 | 32,13 | 82,61 | 63,75 | 67,86 | 0 | 0 | 0 | 103 |
| <i>P. chinensis</i> , 1997 | 22,03 | 39,59 | 31,55 | 77,97 | 65,41 | 68,45 | 0 | 0 | 0 | 244 |
| <i>P. nimpha</i> , 1997 | 40,0 | 51,25 | 47,50 | 60,0 | 48,75 | 52,50 | 0 | 0 | 0 | 120 |
| <i>P. instabilis</i> * | | | 84,5 | | | 22,5 | | | 46 | 831 |

Примечание: 1 — первая, вторая недели после выхода рабочих; 2 — третья, четвертая недели после выхода рабочих; 3 — в целом за сезон; N — количество доставленного груза; * — по данным Jeanpe, 1991

происходила в результате агрессивного отнятия ее у рабочей самкой-основательницей.

Межвидовые различия выражаются в том, что в первую и во вторую неделю рабочие *P. chinensis* и *P. nimpha* чаще, чем *P. dominulus* передавали разные виды материала (по результатам наблюдений 1997 г.). У *P. dominulus* в укрытиях отмечена более частая передача материала, чем в семьях этого вида на растениях. Кроме того, у *P. chinensis* было зарегистрировано больше случаев агрессивного отнятия строительного материала самкой-основательницей у рабочих. В 1998 г. частота передачи корма была ниже, чем в предыдущем. Отмеченные различия могут быть связаны с зарегистрированной нами разной продуктивностью семей в эти годы (Русина, Ниточко, неопубл.).

Около 40% фуражиров *P. chinensis* и 28% *P. nimpha* при кормлении нередко перемещались с вилянием брюшка. У *P. dominulus* такое поведение наблюдали редко. Рабочие *P. chinensis* совершали виляние брюшка также и при поиске места строительства. Кроме того, только у этого вида было зарегистрировано повторное использование для строительства гнездового материала.

Таким образом, после прилета фуражиров с каким-либо грузом на гнезде наблюдаются ряд элементов поведения, сходных у разных видов. Если последовательность действий с животным кормом и нектаром отличается высокой изменчивостью, то строительство у изучаемых видов характеризуется стереотипностью. Оно может быть представлено последовательностями: доставка древесной пульпы—пережевывание—поиск—(отнятие части или всего комка самкой-основательницей)—строительство ячеи—строительство стебелька. Именно в строительном поведении проявляются различия между видами.

Наблюдаемые внутривидовые и межвидовые различия могут быть обусловлены спецификой направленности отбора в разных местах гнездования и особенностями организации семьи. Однако необходимо учитывать влияние на фуражировочную активность климатических условий, обеспеченность пищей, а также плотностно-зависимых факторов.

Изучаемые виды сходны с американским *P. fuscatus variatus* (Post et al., 1988) способом манипулирования грузом, однако тенденция к увеличению доли передачи в семье по мере ее роста выражена только у *P. dominulus*. Существенные отличия состоят также в том, что у американских видов рабочие способны передавать частично или полностью строительный материал другой рабочей. (Сравнительные данные по 2 американским видам представлены в табл. 1) Полнота передачи, особенно строительного материала, по мнению Р. Джина (Jeanne, 1991), свидетельствует об уровне социальной организации у полистин. Различия в характере строительного поведения могут быть использованы для объединения видов полистов в группы по сходству между собой, а также для филогенетических построений (Jeanne, 1986, 1991).

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность сотрудникам Черноморского заповедника и студентам Херсонского педагогического университета Ниточко М., Тур Л. и Мыслик О. за помощь при проведении исследований, а также Гречке Е. О. за полезные замечания, высказанные при обсуждении результатов.

Гречка Е. О., Русина Л. Ю. Сравнительное изучение экологии поведения ос-полистов в Херсонской области // Мат. коллоквиум по обществ. насекомым. — Ленинград, 1990. — С. 63–68.

Русина Л. Ю., Гречка Е. О. Жизненный цикл осы *Polistes chinensis* в Херсонской области // Мат. коллоквиум по обществ. насекомым. С. — Пб., 1993. — С. 157–167.

Русина Л., Бейко А., Смирнова М. Поведение самок-основательниц у ос-полистов (*Hymenoptera, Vespidae*) в Черноморском заповеднике // 36. мат. конф. "Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття". — Канів, 1998. — С. 234–235.

- Dew H. E., Michener C. D. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera, Vespidae): laboratory foraging activities // *Insectes Sociaux*. — 1981. — **28** — P. 87–101.
- Gamboa G. J., Dew H. E. Intracolony communication by body obstructions in the paper-wasp, *Polistes metricus* // *Insectes Sociaux*. — 1981. — **28**. — P. 13–26.
- Gould W. P., Jeanne R. L. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests // *Environ. Entomol.* — 1984. — **13**. — P. 150–156.
- Gyllasp J. E. Management of *Polistes* wasps for caterpillar predation // *Southest. Entomol.* — 1979. — **4**. — P. 334–350.
- Jeanne R. L. The evolution of the organization of work in social insects // *Monitore Zoologico Italiano* (N. S.). — 1986. — **20**. — P. 119–133.
- Jeanne, R. L. Polyethism // *The Social Biology of Wasps* / Eds. K. G. Ross, R. W. Matthews. — Ithaca : Cornell Univ. Press, 1991. — P. 389–425.
- Pardi L. Dominance order in *Polistes* wasps // *Physiol. Zool.* — 1948. — **21** — P. 1–13.
- Post D. C., Jeanne R. L., Erickson H. E. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus* // *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects* / Ed. R. L. Jeanne. — Westview, Boulder, CO, 1988. — P. 283–321.
- Reeve H. K. *Polistes* // *The Social Biology of Wasps* / Eds. K. G. Ross, R. W. Matthews. — Ithaca : Cornell Univ. Press, 1991. — P. 99–148.
- Russina L., Nitochko M. Plasticity of some characteristics in *Polistes dominulus* // *16 Soziale Insekten IUSI*. — Tagung. Graz, Austria 1997. — P. 79.
- Strassman J. E., Meyer D. C., Matlock R. L. Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae) // *Sociobiology*. — 1984 — **8** — P. 211–224.
- West-Eberhard M. J. The social biology of polistine wasps // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan*. — 1969. — **140**. — P. 1–101.